中国生态农业学报 2016 年 6 月 第 24 卷 第 6 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jun. 2016, 24(6): 762−769

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.151299

高 CO_2 浓度和剪叶疏花对水稻‘Y 两优 2 号’产量形成的影响*

王 娟[1] 景立权[1] 吴艳珍[1] 朱建国[2] 王云霞[3] 杨连新[1**] 王余龙[1]

(1. 扬州大学江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/粮食作物现代产业技术协同创新中心 扬州 225009;
2. 中国科学院南京土壤研究所/土壤与农业可持续发展国家重点实验室 南京 210008;
3. 扬州大学环境科学与工程学院 扬州 225009)

摘 要 利用稻田 FACE(Free Air CO_2 Enrichment)平台, 以创造世界高产纪录的超级稻组合‘Y 两优 2 号’为试验材料, CO_2 处理设环境 CO_2 浓度[(382.5±2.0) μmol·mol^{-1}]和高 CO_2 浓度(增 200 μmol·mol^{-1})两个水平, 齐穗期源库改变设对照、剪除剑叶(剪 1 叶)、剪除所有功能叶(剪 3 叶)以及相间剪除一次枝梗(疏花), 研究开放条件下高 CO_2 浓度对不同源库处理水稻产量及其构成因子的影响。结果表明, 对没有进行剪叶疏花处理的水稻(即对照)而言, 高 CO_2 浓度使‘Y 两优 2 号’籽粒产量平均增加 12%, 这主要与每穗颖花数和结实能力均略有增加有关。高 CO_2 浓度使剪 1 叶、剪 3 叶处理水稻的产量分别增加 26%和 57%, 这主要与饱粒率和所有籽粒平均粒重均大幅增加有关。对齐穗期疏花处理水稻而言, 高 CO_2 浓度导致的产量增幅与对照水稻接近。与对照相比, 齐穗期剪 1 叶、剪 3 叶处理使水稻籽粒产量分别降低 17%和 52%, 均达极显著水平, 这主要与饱粒率和所有籽粒平均粒重均显著下降有关; 尽管齐穗期疏花处理使水稻结实能力显著增加, 但因每穗颖花数减半, 产量大幅下降(−29%)。籽粒最终产量对高 CO_2 浓度的响应与饱粒率和所有籽粒平均粒重的响应呈显著正相关。以上结果表明, 水稻齐穗期人为改变源库比例(特别是剪叶)可以改变籽粒结实能力和最终产量对高 CO_2 浓度的响应。

关键词 水稻 FACE (Free Air CO_2 Enrichment) 库源调节 剪叶 疏花 产量 产量构成
中图分类号: S31 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)06-0762-08

Effect of elevated CO_2 level and source-sink manipulation at heading on grain yield of hybrid rice ‘Y Liangyou 2’*

WANG Juan[1], JING Liquan[1], WU Yanzhen[1], ZHU Jianguo[2], WANG Yunxia[3], YANG Lianxin[1**], WANG Yulong[1]

(1. Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province / Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, China; 2. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture / Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 3. College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract Global atmospheric CO_2 concentration has increased from around 280 μmol·mol^{-1} in pre-industrial times to the

* 国家自然科学基金项目(31171460, 31371563, 31571597)、国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(31261140364)、中国博士后科学基金资助项目(2015M581870)、江苏省博士后科研资助计划(1501077C)和江苏高校优势学科建设工程资助
** 通讯作者: 杨连新, 主要从事作物栽培、生理和生态方面的研究。E-mail: lxyang@yzu.edu.cn
王娟, 主要从事农产品安全与环境研究。E-mail: 136790778@qq.com
收稿日期: 2015−12−07 接受日期: 2016−01−30

* This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31171460, 31371563, 31571597), the National Natural Science Foundation of China International (regional) Cooperation and Exchange Project (No. 31261140364), the Postdoctoral Science Foundation of China (No. 2015M581870), the Postdoctoral Research Funding Schemes of Jiangsu Province (No. 1501077C) and the Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions.
** Corresponding author, E-mail: lxyang@yzu.edu.cn
Received Dec. 7, 2015; accepted Jan. 30, 2016

present 400 μmol·mol^{-1}, and will continue to increase in the future if the emission scenario remains unchanged. As CO_2 is an essential substrate for plant photosynthesis, then, the rising CO_2 has a significant effect on rice production. The late growth stage of rice, from flowering to maturity, is the critical period of yield formation. The source-sink relationship during this reproductive stage plays a crucial role in rice yield formation. Although a lot of research work has been done on regulating the source-sink on rice yield, there are few reports on rice yield response to high CO_2 concentration under regulated sink-source balance. In order to understand how the effect of elevated CO_2 concentration (ambient+200 μmol·mol^{-1}) on rice yield was influenced by source-sink relationship, we conducted a field experiment in 2014 using a hybrid rice 'Y Liangyou 2' and Free Air CO_2 Enrichment (FACE) facility at Yangzhou (119°42′0″E, 32°35′5″N), China. Rice plants were grown under two levels of CO_2 concentration (ambient and elevated) from tillering until maturity. Source-sink manipulation was achieved through cutting off the whole flag leaf (LC1), the top three leaves (LC3) or half of the spikelets at heading (SR, spikelets remove, remove every other primary branch of panicle). Grain yield and its components were investigated. The results showed that under CK conditions (plant intact with no leaf or spikelet cutting), elevated CO_2 concentration increased average rice grain yield by 12% ($P < 0.01$). This was mainly attributed to slight increase in spikelet number per panicle and grain filling ability. On average, CO_2 elevation increased grain yield by 26% ($P < 0.05$) and 57% ($P < 0.01$) for LC1 and LC3 crops, respectively. This response was mainly attributed to the drastic increase in percent grain-filling (LC1: 14%, $P < 0.1$; LC3: 47%, $P = 0.16$) and average grain weight (LC1: 11%, $P < 0.05$; LC3: 24%, $P < 0.05$). Under SR crops, yield response to elevated CO_2 concentration (+15%, $P = 0.01$) was similar to that of CK crops. Compared with CK, grain yield under LC1 and LC3 treatments decreased, respectively by 17% ($P < 0.01$) and 52% ($P < 0.01$) at heading stage. This decline was mainly due to the decrease in percent grain-filling and average grain weight. Although grain-filling capacity was enhanced by SR treatment, grain yield declined significantly (29%) due to the halved total spikelet number. The response of grain yield to elevated CO_2 concentration was positively correlated with that of percent grain-filling and average grain weight. The results indicated that source-sink manipulation (especially leaf removal) could change the response of grain yield to the elevated CO_2 concentration by affecting rice grain-filling capability at heading stage.

Keywords　Rice; Free Air CO_2 Enrichment (FACE); Sink-source manipulation; Leaf cutting; Spikelet thinning; Grain yield; Yield component

大气二氧化碳(CO_2)浓度持续增高是全球气候变化最为突出的现象之一。大气 CO_2 浓度已从工业革命前的 280 μmol·mol^{-1} 上升到目前的 400 μmol·mol^{-1}，并且增长速度越来越快[1]，预测 2050 年至少达到 550 μmol·mol^{-1}[2]，本世纪末最高将增至 936 μmol·mol^{-1}[3]。大气 CO_2 浓度将直接或间接地影响主要粮食作物的一系列代谢过程，改变作物生产力进而影响粮食安全[4–6]。

水稻(*Oryza sativa*)是世界上最重要的作物之一，全球半数以上的人口以稻米为主食，而且由于人口不断增长和耕地的日益减少，人类对稻米的需求在未来的几十年中将持续增加。因此，定量评估大气 CO_2 浓度升高对水稻的影响对保障世界长期粮食安全具有重要意义。由于水稻的重要性，人们早在 40 年前就用熏气法试验系统陆续展开 CO_2 与水稻的研究，这些试验系统包括温室、土壤–植物–大气研究单元(SPAR)、温度梯度气室(TGCs)、开顶式气室(OTCs)以及后来的稻田开放式空气中 CO_2 浓度增高(FACE, Free Air CO_2 Enrichment)平台[4,7–8]。大量文献表明，高 CO_2 浓度环境下水稻最终产量的增幅变化很大，最大可达 400%，明显受品种、栽培和环境因子的影响[4,7]。从产量构成因子看，CO_2 浓度升高导致的水稻增产多与单位面积穗数、每穗颖花数或两者同时增加有关，而结实能力通常响应较小[9–13]。

源库互作在作物产量形成中起着至关重要的调节作用，有关源库调节对水稻产量的影响前人有过大量研究，一般认为高产水稻群体的一个重要特征是库源比(粒叶比)高[14–15]。但迄今为止从源库平衡角度分析高 CO_2 浓度对水稻产量形成的影响鲜有报道。近年来，稻田大型 FACE 研究表明，水稻产量响应较大的品种通常与生长中后期仍有较强的响应能力有关，后者通常又与较大的库容量密切相关[4]。因此，我们推测改变源库平衡可能会因此改变同一品种最终产量对 CO_2 的响应。

培育高产同时对 CO_2 敏感的作物品种是我们所需的适应策略。中国超级稻研究计划自 1966 年开始至今，超级稻的选育取得了重大进展，分别于 2000 年、2004 年、2011 年和 2014 年实现第 1~4 期单季水稻产量目标(10.5~15.0 t·hm^{-2})[16–17]。本试验选用第 3 期超级稻先锋组合'Y 两优 2 号'为供试材料[18]，依托稻田大型 FACE 平台[19]，模拟 21 世纪中叶大气 CO_2 浓度[2]，研究超级稻组合抽穗期剪叶疏花处理对高 CO_2 浓度环境下水稻产量响应的影响，以期为高 CO_2 浓度情形下稻作生产适应策略的制订提供理

论依据。

1 材料与方法

1.1 试验平台

本试验于2014年在中国FACE研究平台上进行，该试验平台位于江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田内(119°42′0″E, 32°35′5″N)。试验田土壤类型为清泥土，年均降水量980 mm左右，年蒸发量大于1 100 mm，年平均温度14.9 ℃，年日照时数大于2 100 h，年平均无霜期220 d。耕作方式为水稻–冬闲单季种植。土壤理化性质为：有机碳 18.4 $g\cdot kg^{-1}$，全氮 1.45 $g\cdot kg^{-1}$，全磷 0.63 $g\cdot kg^{-1}$，全钾 14.0 $g\cdot kg^{-1}$，速效磷 10.1 $mg\cdot kg^{-1}$，速效钾 70.5 $mg\cdot kg^{-1}$，砂粒(2~0.02 mm)578.4 $g\cdot kg^{-1}$，粉砂粒(0.02~0.002 mm) 285.1 $g\cdot kg^{-1}$，黏粒(<0.002 mm)136.5 $g\cdot kg^{-1}$，容重1.16 $g\cdot cm^{-3}$, pH 7.2。

平台共有3个FACE试验圈和3个对照圈(Ambient)。FACE圈之间以及FACE圈与对照圈之间的间隔>90 m，以减少CO_2释放对其他圈的影响。FACE圈设计为正八角形，直径12 m，面积为102 m^2，平台运行时通过FACE圈周围的管道向中心喷射纯CO_2气体，利用计算机网络对平台的CO_2浓度进行监测和控制，根据大气中的CO_2浓度、风向、风速、作物冠层高度的CO_2浓度等因素自动实时调节CO_2气体的释放速度和方向，使水稻主要生育期FACE圈内CO_2浓度保持比大气环境高200 $\mu mol\cdot mol^{-1}$。对照田块没有安装FACE管道，其余环境条件与自然状态一致[19]。

1.2 材料培育

本试验以2011年创造世界高产纪录的超级稻品种‘Y两优2号’[18](湖南杂交水稻研究中心以‘Y58S’为母本，‘远恢2号’为父本选育的两系籼型强优势杂交稻新组合)为供试材料，大田旱育秧，5月20日播种，6月21日移栽，每穴1株，行距25 cm，株距16.7 cm(每平米24穴)。总施氮量为22.5 $g\cdot m^{-2}$，其中40%作基肥施用(6月20日)，30%作分蘖肥施用(6月28日)，30%作穗肥施用(7月25日)。磷、钾施用量均为9 $g\cdot m^{-2}$，全作基肥(6月20日)施用。水分管理：6月21日—7月20日保持水层(约3 cm)，7月21日—8月10日多次轻搁田(自然落干后保持3 d→灌水1 d→干旱4 d→灌水1 d，如此4 d干旱1 d灌水反复)，8月11日—收获前10 d间隙灌溉(3 d保水、2 d干旱)之后断水至收获。及时防治病虫草害，保证水稻正常生长发育。

1.3 试验处理

本试验采用裂区试验设计，主区为CO_2浓度：设置环境CO_2浓度[Ambient, (382.5±2.0) $\mu mol\cdot mol^{-1}$，下同]和高CO_2浓度(FACE, Ambient+200 $\mu mol\cdot mol^{-1}$，下同)；裂区为源库处理：齐穗期(即80%植株抽穗时，9月6日)根据各小区普查平均茎蘖数选取长势一致的植株进行挂牌标记，分别设置剪1叶(剪去整张剑叶)、剪3叶(剪去顶部3张功能叶)、疏花处理(间隔剪去稻穗一次枝梗)和对照(CK，不剪叶疏花，下同)4个处理，每处理10穴，重复3次，其他条件一致。平台CO_2熏气时期为6月28日至10月26日，每日熏气时间为日出至日落，熏蒸期间对照圈平均CO_2浓度为(382.5±2.0) $\mu mol\cdot mol^{-1}$，FACE圈实际CO_2处理浓度平均为(581.9±0.3) $\mu mol\cdot mol^{-1}$。

1.4 测定内容与方法

成熟后(试验区80%植株进入完熟期，即每穗谷粒颖壳95%以上变黄或95%以上谷粒小穗轴及副护颖变黄)将各处理水稻在田间剪下稻穗装袋并统计收获穴数和总穗数。手工脱粒，装网袋晾晒至恒重。人工筛选饱粒与空秕粒(用杭州汇尔公司FX-Ⅱ型风选仪(风力为1.2 $m^3\cdot min^{-1}$，风压400 Pa，每次风选的重量100 g左右，风选的时间为90 s)区分饱粒与秕粒，之后再人工检查一次，并同时用手触摸将未区分的饱粒与秕粒分开，分离空粒和秕粒(同上)，用数粒板计数饱粒数，手工计数秕粒数和空粒数，分别称重。

根据以上原始测定参数计算以下二级参数：

单位面积穗数(m^{-2})=收获穗数/穴数×24(穴$\cdot m^{-2}$) (1)

每穗颖花数=样本总粒数/穗数 (2)

饱粒率(%)=样本饱粒数/总粒数×100 (3)

饱粒重(mg)=样本饱粒重(g)/饱粒数×1 000 (4)

所有籽粒平均粒重(mg)=样本总粒重(g)/总粒数×1 000 (5)

单穗籽粒产量(g)=样本饱粒重/取样穗数 (6)

籽粒产量($g\cdot m^{-2}$)=单位面积穗数×每穗颖花数×饱粒率×饱粒重 (7)

1.5 统计分析方法

本试验所有数据均以Microsoft Excel 2013进行处理和图表绘制。以SPSS 19.0进行裂区方差分析，采用一般线性模型，以CO_2和源库为固定因子，以小区重复为随机因子。各处理的比较均采用最小显著差法(LSD)，凡超过$LSD_{0.01}$、$LSD_{0.05}$和$LSD_{0.1}$水平的视为极显著(或0.01显著)、显著(或0.05显著)和接近显著(或0.1显著)。

2　结果与分析

2.1　高 CO_2 浓度和齐穗期源库处理对‘Y 两优 2’号籽粒产量的影响

FACE、剪叶和疏花处理对超级稻‘Y 两优 2 号’单位面积籽粒产量的影响如图 1a 所示，与 Ambient 相比，高 CO_2 浓度处理使水稻单位面积产量平均增加 173 g·m^{-2}，增幅为 23%(P<0.01)，其中在 CK(即未剪叶或疏花)、剪 1 叶、剪 3 叶以及疏花处理条件下分别增加 131 g·m^{-2}、215 g·m^{-2}、238 g·m^{-2} 和 108 g·m^{-2}，增幅分别为 12%、26%、57%和 15%，均达显著水平(P<0.01)。与 CK 相比，齐穗期剪 1 叶、剪 3 叶和疏花处理本身使单位面积产量分别平均降低 192 g·m^{-2}、579 g·m^{-2} 和 324 g·m^{-2}，降幅分别为 17%、52%和 29%，均达极显著水平。方差分析表明, CO_2 浓度与剪叶或疏花处理间的互作对单位面积产量均无显著影响。

单位面积籽粒产量除以单位面积穗数得单穗籽粒产量。图 1b 表明，与 Ambient 相比，高 CO_2 浓度使水稻单穗产量平均增加 0.8 g，增幅为 22%(P<0.01)，其中 CK、剪 1 叶、剪 3 叶和疏花条件下分别增加 0.8 g、0.8 g、1.1 g 和 0.6 g，增幅分别为 15%、21%、55%和 16%，均达 0.1 以上显著水平。与 CK 相比，剪 1 叶、剪 3 叶和疏花处理使单穗产量平均分别降低 0.9 g、2.9 g 和 1.7 g，降幅分别为 18%、53%和 31%，均达极显著水平。CO_2 与剪叶或疏花处理间均无互作效应。

2.2　高 CO_2 浓度和齐穗期源库处理对‘Y 两优 2 号’产量构成因子的影响

2.2.1　单位面积穗数和每穗颖花数

‘Y 两优 2 号’单位面积穗数和每穗颖花数对处理的响应示于图 2。与 Ambient 相比，高 CO_2 浓度对单位面积穗数无显著影响，但使每穗颖花数平均增加了 17 朵，增幅达 8%(P=0.02)；不同源库处理条件下的变幅为 4%~14%，均未达显著水平。与 CK 相比，

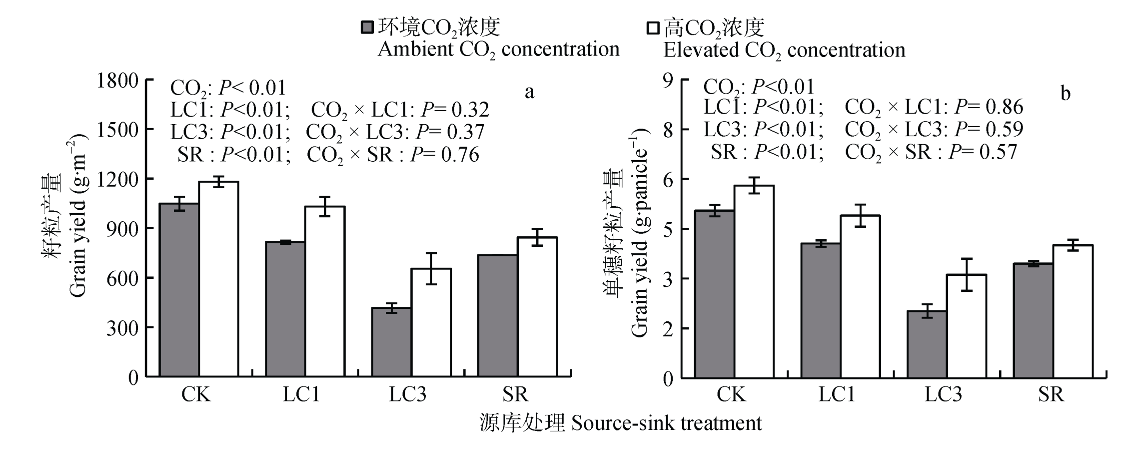


图 1　高 CO_2 浓度和齐穗期源库处理对水稻‘Y 两优 2 号’水稻单位面积籽粒产量(a)和单穗籽粒产量(b)的影响

Fig. 1　Effects of elevated CO_2 concentration and source-sink treatment at heading stage on grain yield per unit area (a) and grain yield per panicle (b) of ‘Y Liangyou 2’ rice

CK: 对照(未剪叶或疏花); LC1: 剪除剑叶; LC3: 剪除功能叶; SR: 间隔去除稻穗一次枝梗。下同。CK: control; LC1: cutting off whole flag leaf; LC3: cutting off the top three leaves; SR: cutting off half of primary branches. The same below.

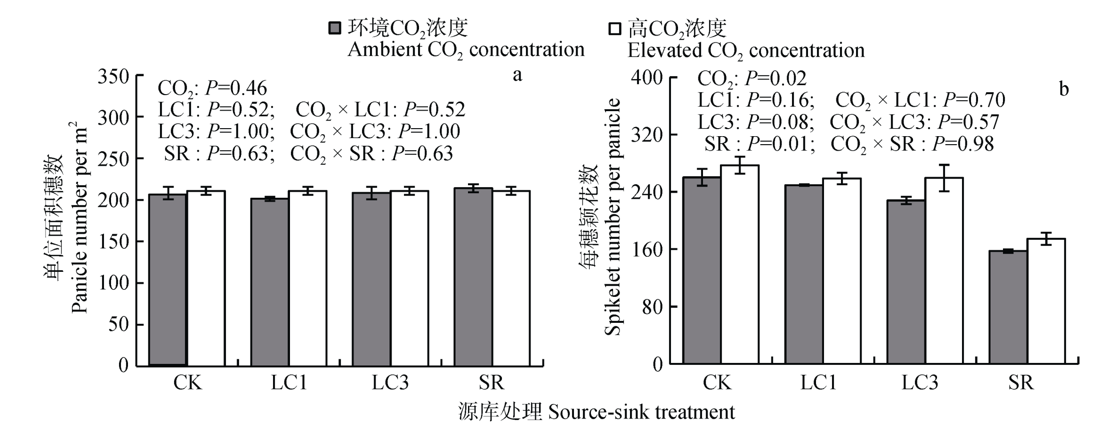


图 2　高 CO_2 浓度和齐穗期源库处理对水稻‘Y 两优 2 号’单位面积穗数(a)和和每穗颖花数(b)的影响

Fig. 2　Effects of elevated CO_2 concentration and source-sink treatment at heading stage on panicle number per unit area (a) and spikelet number per panicle (b) of rice ‘Y Liangyou 2’

剪叶或疏花本身对单位面积穗数均无显著影响。剪 1 叶、剪 3 叶对每穗颖花数均无显著影响，但疏花处理使每穗颖花数减少 103 朵，降幅为 37%，达极显著水平。CO_2 浓度与源库处理对上述两个参数均无互作效应。

2.2.2 饱粒率、饱粒重和所有籽粒平均粒重

水稻饱粒率的结果表明(图 3a)，与 Ambient 相比，高 CO_2 浓度使水稻饱粒率平均增加 9%($P<0.01$)，其中剪叶条件下的增幅(>10%)明显大于对照和疏花处理(约 3%)。与 CK 相比，剪 1 叶和剪 3 叶处理使饱粒率平均分别降低 14%和 47%，而疏花处理使饱粒率平均增加了 5%，均达极显著水平。

对水稻饱粒重而言(图 3b)，高 CO_2 浓度处理使饱粒重平均增加 0.5 mg，增幅为 2%($P<0.05$)，不同源库处理水稻的变幅为 0.4~0.8 mg，相当于增加 1.4%~3.4%，其中 CK、剪 1 叶处理分别达极显著或显著水平。与 CK 相比，剪 1 叶和疏花处理使饱粒重平均分别增加 0.7 mg 和 1.7 mg，增幅分别为 3.1%和 7.4%，均达极显著水平，但剪 3 叶处理无显著影响。

图 3c 表明，与 Ambient 相比，FACE 使水稻平均粒重(包括饱粒、秕粒和空粒在内的所有籽粒平均粒重，下同)增加 1.9 mg，增幅为 10.1% ($P<0.01$)。从不同源库处理看，FACE 使 CK、剪 1 叶、剪 3 叶和疏花处理水稻的平均粒重分别增加 1.3 mg、2.1 mg、2.9 mg 和 1.2 mg，增幅分别为 6.3%、11.1%、24.1%和 5.4%，均达 0.1 以上显著水平。与 CK 相比，剪 1 叶和剪 3 叶处理使平均粒重平均分别降低 1.8 mg 和 8.3 mg，降幅分别为 8.2%、38.3%，而疏花处理使该参数平均增加 1.8 mg，增幅达 8.6%，均达极显著水平。

尽管高 CO_2 浓度、剪 1 叶、剪 3 叶以及疏花处理对水稻饱粒率、饱粒重和平均粒重的影响很大，但处理间均无显著的互作效应(图 3a~c)。

2.3 不同源库处理水稻产量构成因子对 CO_2 的响应与最终产量响应的关系

不同条件下水稻籽粒产量及其构成因子对高 CO_2 浓度的响应进行相关分析，结果列于表 1。高 CO_2 浓度环境下水稻单位面积籽粒产量的响应与单位面积穗数、每穗颖花数以及饱粒重的响应均无显著相关，但与饱粒率(图 4a)和平均粒重的响应(图 4c)均呈极显著线性正相关。单穗籽粒产量对高 CO_2 浓度的响应与饱粒率(图 4b)、平均粒重(图 4d)的响应亦呈显著线性正相关，但与其余 3 个产量因子的响应相关不密切。

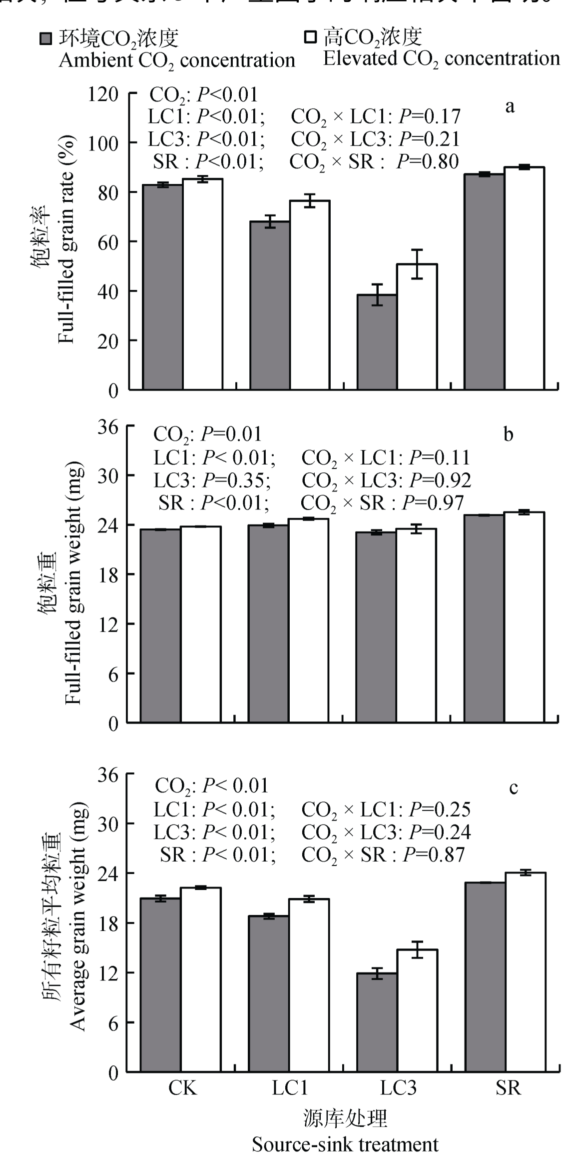


图 3 高 CO_2 浓度和齐穗期源库处理对水稻'Y 两优 2 号'水稻饱粒率(a)、饱粒重(b)和所有籽粒平均粒重(c)的影响

Fig. 3 Effects of elevated CO_2 concentration and source-sink treatment at heading stage on filled-grain rate (a), filled-grain weight (b) and average grain weight (c) of rice 'Y Liangyou 2'

表 1 'Y 两优 2 号'水稻产量构成因子对高 CO_2 浓度的响应与最终产量响应的相关分析

Table 1 Correlation analysis between responses of final grain yield and its components of rice 'Y Liangyou 2' to elevated CO_2 concentration

	相关分析 Correlation analysis	单位面积穗数 Panicle number per m^2	每穗颖花数 Spikelet number per panicle	饱粒率 Filled-grain rate	饱粒重 Filled-grain weight	平均粒重 Average grain weight
单位面积籽粒产量 Grain yield	相关性 Pearson	0.195	0.584	0.999**	0.143	0.996**
	P 值 *P* value	0.805	0.416	0.001	0.857	0.004
单穗籽粒产量 Grain yield per panicle	相关性 Pearson	0.055	0.688	0.982*	–0.022	0.986*
	P 值 *P* value	0.945	0.312	0.018	0.978	0.014

: 在 0.01 水平(双侧)显著相关; *: 在 0.05 水平(双侧)显著相关。, * mean significant correlation at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

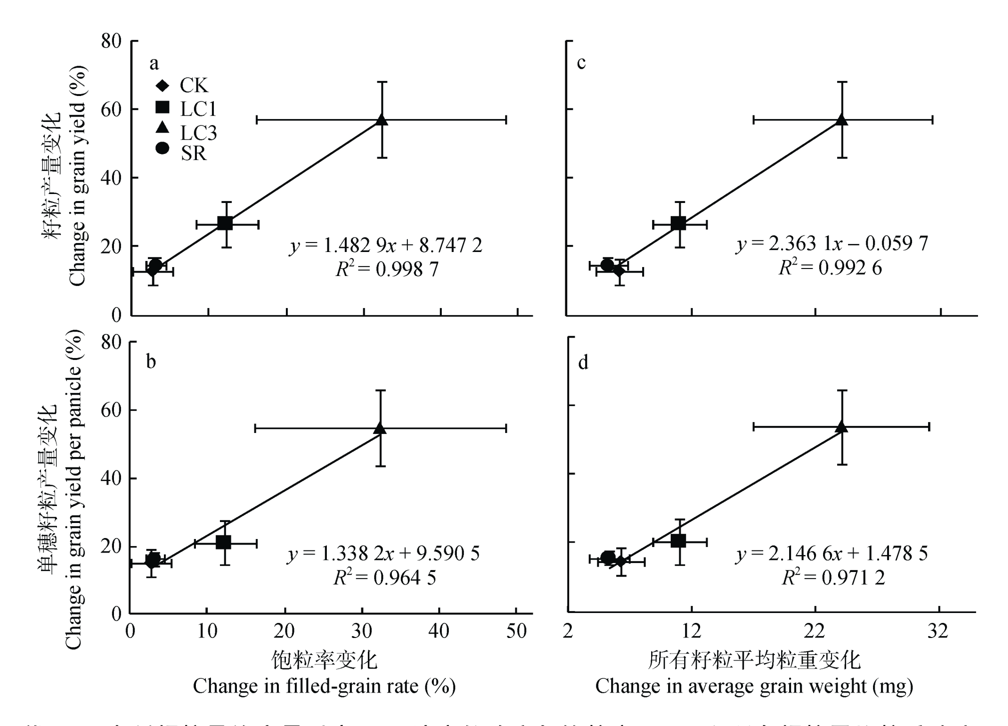


图 4　‘Y 两优 2 号’水稻籽粒最终产量对高 CO_2 浓度的响应与饱粒率(a、b)和所有籽粒平均粒重响应(c、d)的关系

Fig. 4　Relationships between CO_2-induced changes in grain yield and filled-grain rate (a, b) and average grain weight (c, d) of rice ‘Y Liangyou 2’

3　结论和讨论

前期水稻研究表明, 高 CO_2 浓度对穗数的影响多数情形下大于对每穗颖花数的影响。但本试验结果表明, 每穗颖花数对 CO_2 的响应程度略大于穗数对 CO_2 的响应，这主要是因为穗数对 CO_2 几乎不响应。穗数为最高分蘖数和分蘖成穗率的乘积, 分蘖动态的观察结果表明, 高 CO_2 浓度对该品种最高分蘖数和分蘖成穗率均无显著影响, 说明该品种分蘖对 CO_2 的响应能力很弱, 这与之前报道的杂交稻表现不同[11–12]。本研究还发现, 齐穗期源库处理并未改变该组合穗数和每穗颖花数对 FACE 的响应。这是因为本试验进行源库处理时, 水稻的分蘖和颖花形成过程均已结束。同时, 这也说明本试验齐穗期减源疏花处理所选用的样本具有较好的代表性。

前人对高 CO_2 浓度下水稻饱粒率和饱粒重的影响报道较多[7], 但对平均粒重的报道很少[20]。这些指标从不同侧面反映了水稻灌浆期的结实能力。气室[8]和 FACE[7]研究均表明, 大气 CO_2 浓度升高使水稻结实能力多呈增加趋势, 但增幅通常较小。本研究发现, 对照条件下, 高 CO_2 浓度使‘Y 两优 2 号’饱粒率、饱粒重和平均粒重均呈明显的增加趋势, 其中饱粒重和平均粒重均达显著水平, 这与前期 FACE 研究的结果接近。而在剪叶处理条件下, 高 CO_2 浓度导致的饱粒率和平均粒重的增幅是对照水稻的 2~4 倍。抽穗期剪叶处理水稻总颖花量未变, 但光合叶面积减少, 导致库源比增大; 这种变化可能有助于库器官(即籽粒)向源器官(即叶片)主动提取光合产物, 形成某种拉力, 进而使剪叶处理水稻对 CO_2 的响应增强。与此不同, 疏花处理水稻使水稻库容量大幅减小, 因此, 疏花处理水稻饱粒率(图 3a)和饱粒重(图 3b)对 CO_2 熏蒸几乎没有响应。

Ainsworth 整合分析[8]表明, CO_2 处理浓度从 365 μmol·mol^{-1} 上升到 627 μmol·mol^{-1} 使水稻籽粒产量平均增加 23% (n=97), 其中 FACE 条件下的增幅只有 13%(n=20)。本试验表明, 对自然生长的水稻而言, 高 CO_2 浓度使水稻籽粒产量平均增加 12%, 这与整合分析的结果几乎相同, 但明显小于之前报道的杂交稻产量对 CO_2 的响应[11,21]。这可能与这一杂交组合穗数对 CO_2 几乎没有响应有关。进一步源库处理发现, 与不剪叶水稻相比, 剪叶处理使该组合产量对高 CO_2 浓度的响应明显增加, 剪叶越多响应越大, 而剪穗处理对 CO_2 的肥料效应无明显影响, 这些响应与结实参数特别是饱粒率和平均粒重的响应趋势基本一致。相关分析结果亦表明, 最终籽粒产量对 CO_2 的响应主要与这两个参数的响应密切相关。平均粒重是指包含饱粒、秕粒和空粒在内的所有籽粒的平均粒重, 很大程度上反映了籽粒的结实能力, 因此这一参数与饱粒率对 CO_2 的响应程度基本一致。单穗籽粒产量可排除剪叶疏花处理前样本穗数的差异, 更准确地反映源库处理对 CO_2 肥料效应的调节作用。与单位面积产量相似, 剪叶处理水

稻单穗产量对高 CO_2 浓度的响应明显大于对照或疏花处理水稻。

齐穗期人为源库处理对供试材料穗数、每穗颖花数多无显著影响，但对结实能力的影响非常明显。剪 1 叶、剪 3 叶处理使饱粒率和平均粒重均大幅下降，最终使单位面积产量分别下降了 17%和 52%，降幅随剪叶增多而增加，这与前人的研究结果基本一致[14,22–24]。与此不同，齐穗期疏花处理尽管使结实参数均显著增加，但因每穗粒数减半，最终产量大幅下降，前人亦有类似报道[23–24]。

本试验选用的最新超级稻组合‘Y 两优 2 号’[18]，对照条件下的平均产量达到了 1 049 $g·m^{-2}$ (约 700 $kg·667m^{-2}$)。大气 CO_2 浓度升高 200 $\mu mol·mol^{-1}$ 对该组合穗数没有影响，但使其他产量因子均呈增加趋势，因此最终产量可进一步增加 12%。本试验还发现，齐穗期人为减小源库比(如剪叶)可增强 CO_2 的肥料效应，而这主要与结实参数的响应能力增强有关。水稻品种有多种源库类型，例如源限制型、库限制型、源库互作型[25]，因此有必要进一步研究不同源库类型水稻对 CO_2 的响应差异及其生理机制。

致谢 中国科学院南京土壤研究所刘钢和唐昊冶老师对臭氧 FACE 系统的日常维持，为本试验实施提供了硬件保障，特此感谢。

参考文献 References

[1] Dlugokencky E, Tans P. Trends in Atmospheric Carbon Dioxide. (2016–03–07) [2015–03–05]. http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html

[2] IPCC. Climate change 2007: The physical science basis[C]//Solomon S, Qin D, Manning M, et al. Contribution of Working Group Ⅰ to the Fourth Annual Assessment Report of the IPCC. Cambridge UK: Cambridge University Press, 2007: 996

[3] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis[C]//Lisa V A, Simon K A, Nathaniel L B, et al. Contribution of Working Group Ⅰ to the Fifth Annual Assessment Report of the IPCC. Cambridge UK: Cambridge University Press, 2013: 29

[4] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 等. 十年水稻 FACE 研究的产量响应[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1486–1497
Yang L X, Wang Y X, Zhu J G, et al. What have we learned from 10 years of Free Air CO_2 Enrichment (FACE) experiments on rice? CO_2 and grain yield[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1486–1497

[5] Amthor J S. Effects of atmospheric CO_2 concentration on wheat yield: Review of results from experiments using various approaches to control CO_2 concentration[J]. Field Crops Research, 2001, 73(1): 1–34

[6] 王云霞, 杨连新, Manderscheid R, 等. C_4作物FACE(free-air CO_2 enrichment)研究进展[J]. 生态学报, 2011, 31(5): 1450–1459
Wang Y X, Yang L X, Manderscheid R, et al. Progresses of free-air CO_2 enrichment (FACE) researches on C4 crops: A review[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(5): 1450–1459

[7] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 等. 开放式空气中 CO_2 浓度增高(FACE)对水稻生长和发育的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1573–1585
Yang L X, Wang Y X, Zhu J G, et al. What have we learned from 10 years of free-air CO_2 enrichment (FACE) experiments on rice? Growth and development[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(6): 1573–1585

[8] Ainsworth E A. Rice production in a changing climate: A meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration[J]. Global Change Biology, 2008, 14(7): 1642–1650

[9] Kim H Y, Lieffering M, Kobayashi K, et al. Effects of free-air CO_2 enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops[J]. Field Crops Research, 2003, 83(3): 261–270

[10] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, et al. The impact of free-air CO_2 enrichment (FACE) and N supply on yield formation of rice crops with large panicle[J]. Field Crops Research, 2006, 98(2/3): 141–150

[11] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, et al. Yield formation of CO_2-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions[J]. Field Crops Research, 2008, 108(1): 93–100

[12] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, et al. Impact of elevated CO_2 concentration on inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open-air field conditions[J]. Field Crops Research, 2009, 112(1): 7–15

[13] 赖上坤, 周三妮, 顾伟峰, 等. 二氧化碳、施氮量和移栽密度对汕优 63 产量形成的影响——FACE 研究[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(5): 836–843
Lai S K, Zhou S N, Gu W F, et al. Effects of CO_2 concentration, nitrogen supply and transplanting density on yield formation of hybrid rice Shanyou 63: A FACE Study[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2014, 33(5): 836–843

[14] 吴降星, 郑许松, 周光华, 等. 不同生育期剪叶对水稻生长、产量及生理的影响[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(3): 651–658
Wu J X, Zheng X S, Zhou G H, et al. Effect of leaf cutting at different growth stages on growth, yield and physiological traits of two rice cultivars[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2013, 50(3): 651–658

[15] 于洪兰, 王伯伦, 王术, 等. 不同叶位叶片对水稻籽粒充实的影响[J]. 种子, 2009, 28(2): 1–5
Yu H L, Wang B L, Wang S, et al. Effects of different position leaves on grain plumpness in rice[J]. Seed, 2009, 28(2): 1–5

[16] 李建武, 张玉烛, 吴俊, 等. 超高产水稻新组合 Y 两优 900 百亩方 15.40 t/hm^2 高产栽培技术研究[J]. 中国稻米, 2014, 20(6): 1–4

Li J W, Zhang Y Z, Wu J, et al. High-yielding cultural techniques of super hybrid rice YLY 900 yielded 15.40 t/hm^2 on a 6.84 hm^2 scale[J]. China Rice, 2014, 20(6): 1–4

[17] 袁隆平. 选育超高产杂交水稻的进一步设想[J]. 杂交水稻, 2012, 27(6): 1–2

Yuan L P. Conceiving of breeding further super-high-yield hybrid rice[J]. Hybrid Rice, 2012, 27(6): 1–2

[18] 吴俊, 邓启云, 庄文, 等. 第 3 期超级杂交稻先锋组合 Y 两优 2 号的选育与应用[J]. 杂交水稻, 2015, 30(2): 14–16

Wu J, Deng Q Y, Zhuang W, et al. Breeding and application of the pioneer phase Ⅲ super hybrid rice combination Y Liangyou 2[J]. Hybrid Rice, 2015, 30(2): 14–16

[19] 刘钢, 韩勇, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台Ⅰ.系统结构与控制[J]. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1253–1258

Liu G, Han Y, Zhu J G, et al. Rice-wheat rotational FACE platform Ⅰ. System structure and control[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(10): 1253–1258

[20] 赖上坤, 吴艳珍, 沈士博, 等. 剪叶疏花条件下高浓度 CO_2 对汕优 63 生长和产量的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(15): 1–12

Lai S K, Wu Y Z, Shen S B, et al. Effect of elevated CO_2 concentration on growth and yield of Shanyou 63 with source-sink manipulation at heading[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(15): 1–12

[21] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, et al. Yield formation of CO_2-enriched inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open-air field condition in a warm sub-tropical climate[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2009, 129(1/3): 193–200

[22] 屠乃美, 官春云. 水稻幼穗分化期间减源对源库关系的影响[J]. 湖南农业大学学报, 1999, 25(6): 430–437

Tu N M, Guan C Y. Effects of leaf-cutting treatments on source-sink relation of rice during panicle initiation[J]. Journal of Hunan Agricultural University, 1999, 25(6): 430–437

[23] 袁继超, 丁志勇, 赵超, 等. 高海拔地区水稻遮光、剪叶和疏花对米质影响的研究[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1429–1436

Yuan J C, Ding Z Y, Zhao C, et al. Effects of sunshine-shading, leaf-cutting and spikelet-removing on yield and quality of rice in the high altitude region[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(11): 1429–1436

[24] 袁继超, 丁志勇, 俄胜哲, 等. 源库关系对水稻籽粒灌浆特性的影响[J]. 西南农业学报, 2005, 18(1): 15–19

Yuan J C, Ding Z Y, E S Z, et al. Effect of source-sink relation on grain filling properties of rice[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2005, 18(1): 15–19

[25] 王夫玉, 黄丕生. 水稻群体源库特征及高产栽培策略研究[J]. 中国农业科学, 1997, 30(5): 26–33

Wang F Y, Huang P S. Study on source-sink characteristics and high-yield cultivation strategies of rice population[J]. Scientia Agricultura Sinica, 1997, 30(5): 26–33